

特 集

ミャンマー中部の新第三系イラワジ動物相：奇蹄目・偶蹄目

西岡佑一郎*・鰐本武久**・タウン・タイ***・ジン・マウン・マウン・テイン****・高井正成*****

*早稲田大学高等研究所・**愛媛大学大学院理工学研究科・***メイッティエーラ大学地質学科・****マグウェイ大学地質学科・*****京都大学霊長類研究所

Neogene fauna of Central Myanmar: Perissodactyla and Artiodactyla

Yuichiro Nishioka*, Takehisa Tsubamoto**, Thaung-Htike***, Zin-Maung-Maung-Thein**** and Masanaru Takai*****

*Waseda Institute for Advanced Study, Waseda University, 1-6-1, Nishi-Waseda, Shinjuku-ku, 169-8050, Japan (nishioka@aoni.waseda.jp); **Graduate School of Science and Engineering, Ehime University, 2-5 Bunkyo-cho, Matsuyama, 790-8577, Japan; ***Department of Geology, Meiktila University, Meiktila, Myanmar; ****Department of Geology, Magway University, Magway, Myanmar; *****Primate Research Institute, Kyoto University, Inuyama, 484-8506, Japan

Abstract. The upper Neogene Pegu Group and Irrawaddy beds of Central Myanmar yield abundant perissodactyl and artiodactyl (cetartiodactyl) fossils. The upper Pegu or lowest Irrawaddy fauna is correlated with the middle Miocene Chinji fauna of the Siwalik Group, Indo-Pakistan, which contains *Brachypotherium*, *Listriodon*, and *Microbunodon*. The occurrence of *Hipparion*, *Tetraconodon*, *Bramatherium*, and some bovids (e.g., *Selenoportax* and *Pachyporax*) represents the early late Miocene fauna in Central Myanmar. *Hipparion* and *Bramatherium* disappeared in the latest Miocene or early Pliocene, while the bovids survived until this period. The latest Miocene/early Pliocene fauna is characterized by dominance of bovids and hippos (*Hexaprotodon*), which indicate the increase of grassland. The late Pliocene fauna is basically not different from the latest Miocene/early Pliocene fauna because many perissodactyl and artiodactyl species continuously occur from both horizons of the Irrawaddy beds. Through the late Neogene, there were a few times of faunal and floral changes in continental Southeast Asia, and one of the remarkable change was during the late Miocene. Many forest dwellers that existed in the middle Miocene to early late Miocene were probably extinct at least before the latest Miocene when grasslands or open woodlands expanded in Central Myanmar.

Key words: Artiodactyla, Perissodactyla, Miocene, Pliocene, Southeast Asia, Irrawaddy beds

はじめに

ミャンマー中部の新第三系哺乳類化石の大半は有蹄類であり、なかでもウシ科の産出数が圧倒的に多い。19世紀以降、インド・パキスタン地域の新第三系シワリク層群 Siwalik Group とともにミャンマー中部の淡水成ペグー層 Fresh Water Pegu bed（中期中新世後期）とイラワジ堆積層 Irrawaddy beds（後期中新世～後期鮮新世）から多くの哺乳類化石が採取され、その中にサイやウマ、カバ、ウシといった奇蹄類と偶蹄類の化石が含まれていた（Pilgrim, 1910a, 1910b, 1939; Matthew, 1929; Colbert, 1938, 1943 など）。これらの研究ではイラワジ哺乳類相とシワリク哺乳類相が対応づけられ、同年代の南アジアから東南アジアに共通した種が分布していたと考えられてきた。しかしイラワジ堆積層から発見されている哺乳類化石には新しい分類群が含まれており、最近の研究は20

世紀までの知見と大きく変わってきている（Takai *et al.*, 2006; Chavasseau *et al.*, 2013; 高井ほか, 2018）。

奇蹄類や偶蹄類のように化石の産出数が多い動物は生層序対比に有効であることから、最新の調査結果に基づいてイラワジ哺乳類相の年代変化を再確認していく必要がある。本稿ではミャンマー中部の淡水成ペグー層とイラワジ堆積層から産出した奇蹄類・偶蹄類化石に焦点を当てて、これまでの研究と最近の知見を総括する。なお、ミャンマー中部の地質構造とイラワジ堆積層、および本稿で取り上げた各分類群の産地や産出層準については高井ほか（2018）で詳述しているので参照されたい。

標本の保管場所と略号（全てミャンマー）：ミャンマー考古局北部（マンダレー）、AML-N-IR；ピンウールウィン植物園化石博物館、BGFM-PKK；マンダレー大学地質学科、MUDG-V；ミャンマー国立博物館、NMMP-KU-IR（以下IRと省略）、NM-YNG、NMM IAH；ヤンゴン

大学地質学科, YUDG-Mge; ネピドー博物館, NPT.

略語: P/p, 上顎/下顎小臼歯 (前臼歯); M/m, 上顎/下顎大臼歯 (後臼歯).

ミャンマーの新第三紀奇蹄目化石

サイ科 Rhinocerotidae

現在, 東南アジアにはスマトラサイ *Dicerorhinus sumatrensis* とジャワサイ *Rhinoceros sondaicus* の2種が生息している. *D. sumatrensis* はスマトラ島, マレー半島南部, ボルネオ島北東部に生息する小型種で, 2本の角を持つ. *R. sondaicus* は東南アジア大陸部から島嶼部ま

で広く分布していた単角のサイであるが, 現在ではジャワ島にしか生息していない. 両種ともかつてはミャンマーに分布しており, イラワジ堆積層から *Dicerorhinus* と *Rhinoceros* の化石が多く見つかった (Colbert, 1938, 1943; Chavasseau *et al.*, 2006; Zin-Maung-Maung-Thein *et al.*, 2006, 2008, 2010).

ミャンマーの中部中新統から産出するサイ科化石のほとんどは, テレオセラス族 Teleoceratini のブラキポテリウム属 *Brachypotherium* である. *Brachypotherium* は大型で角がなく, 牙状に突き出した下顎切歯と比較的歯冠の高い頬歯が特徴である (図1A). アジアでは前期~後期中新世に生息していたようで (Heissig, 1972; Tong,

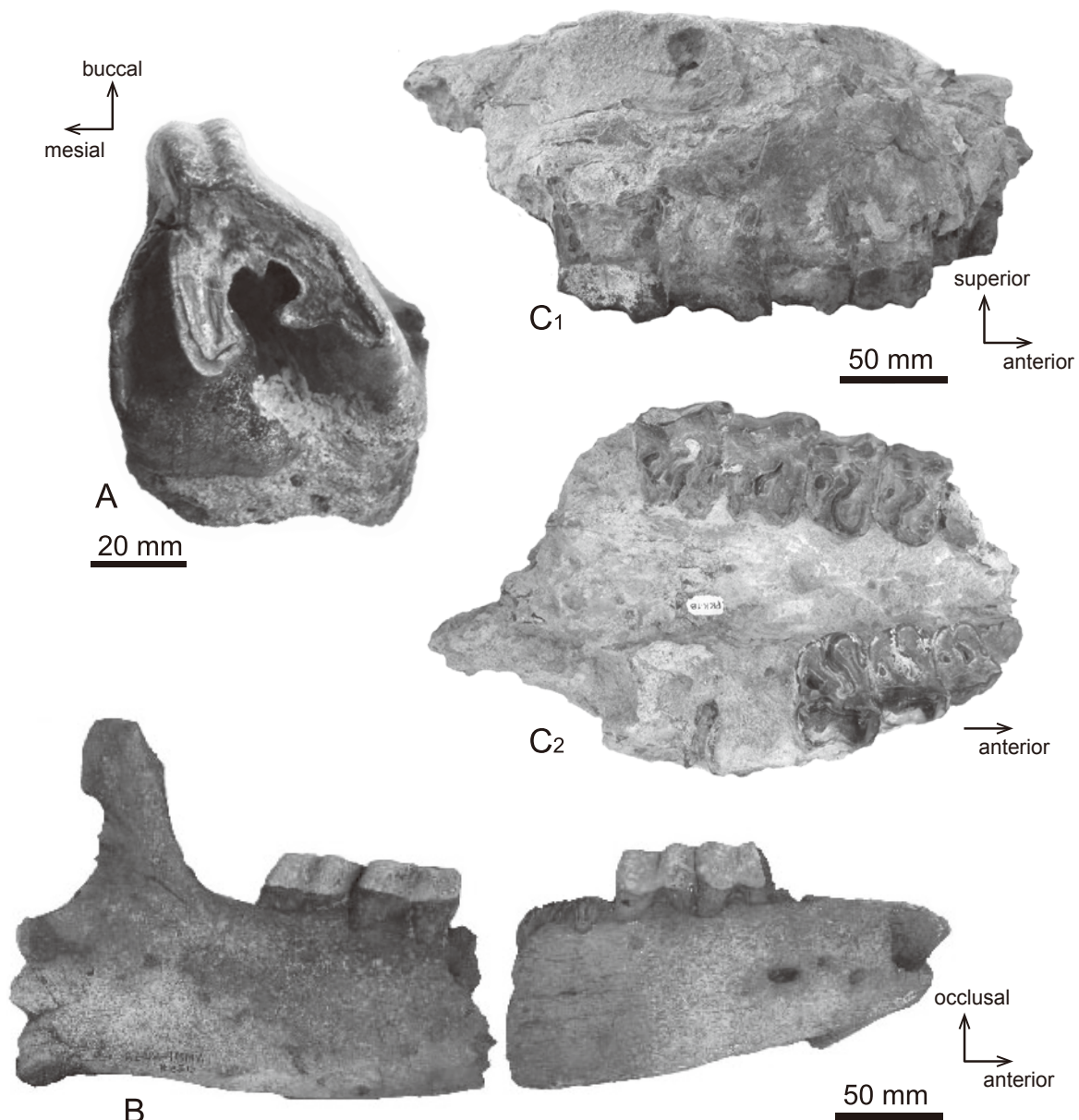


図1. イラワジ堆積層のサイ科化石. A, *Brachypotherium perimense* の左M3, MUDG-V 1134, タンピンカン産, 咬合面観. B, *Dicerorhinus* cf. *sumatrensis* の右下顎骨 (含p2-m3), IR 0358/0359, スーレーゴン産, 頬側面観. C, *Rhinoceros sondaicus* の上顎骨 (含右P2-M2, 左P1-P4), BGFM-PKK 18, 産地不詳: C₁, 右側面観; C₂, 咬合面観.

2001; Welcomme *et al.*, 2001 など), ミャンマーでも中部中新統または上部中新統下部から歯の化石が発見されている。タンビンカン Thanbinkan など淡水成ペグー層 (またはカボー層 Khabo Formation) から産出している *Brachypotherium* は, かつて *Rhinoceros iravaticus* や *Aceratherium perimense* と同定されていたが (Lydekker, 1876, 1881; Pilgrim, 1910b; Matthew, 1929), 最近では *Brachypotherium perimense* で統一するのが一般的である (Heissig, 1972, Zin-Maung-Maung-Thein *et al.*, 2010)。

Chavasseau *et al.* (2006) はチャウンター Chaungtha の中部中新統から産出したサイ科化石を2種 (*Brachypotherium fatehjangense* と属種不明のサイ科) に分類した。ミャンマー西部ガンゴー Gangaw の中部中新統モウ層 Maw beds (淡水成ペグー層に相当) からは “*Diceratherium*” *naricum* が報告されているが (Pilgrim, 1912; Cotter, 1938), その後の追加標本はなく, 本種は *Diceratherium* の属するテロセラス族ではなくアセラテリウム族 *Aceratheriini* の一種かもしれない。いずれの種も分類は定かではないが, 中期中新世のミャンマー中部にはサイ科が少なくとも4種生息していたようである。

後期中新世以降のイラワジ堆積層からは主にサイ亜族 *Rhinocerotina* の *Rhinoceros* が産出しており, 少なくとも上部中新統の最上部から鮮新統にかけて *Brachypotherium* は見つかっていない (Zin-Maung-Maung-Thein *et al.*, 2010)。イラワジ堆積層からの産出標本はほとんどが遊離歯であるため, 種同定は困難な場合が多い。上部鮮新統が分布するグウェビン Gwebin からは臼歯列の保存されたサイ科の頭骨化石が発見されており, 絶滅種 *Dicerorhinus gwebinensis* として新種記載された (Zin-Maung-Maung-Thein *et al.*, 2008)。また, グウェビンとほぼ同年代の地層が分布するスーレーゴン Sulegon からは現生のスマトラサイに類似した種 *Dicerorhinus cf. sumatrensis* が発見されている (Zin-Maung-Maung-Thein *et al.*, 2010; 図1B)。もう一方の現生種 *Rhinoceros sondaicus* も同時期に出現しているので (図1C), 東南アジアに現生する *Rhinoceros* と *Dicerorhinus* の系統は後期中新世から鮮新世の間に分散したことが示唆される。

カリコテリウム科 Chalicotheriidae

カリコテリウム科は第四紀初頭に絶滅した奇蹄目の一群で, 上下の臼歯にW型の稜を持ち, 鉤爪を有している。比較的低歯冠であることから, どちらかと言えば森林棲の動物であるとされている。

イラワジ堆積層からカリコテリウム科化石の産出記録は非常に少ない。Noetling (1897) はイエーナンジャウン Yenangyaung の “下部鮮新統” から産出した左大腿骨化石をカバ科の *Hexaprotodon iravaticus* のものであるとした。Hooijer (1950) はこの大腿骨に第三転子があることなどから, おそらくカリコテリウム科のものと考えた。

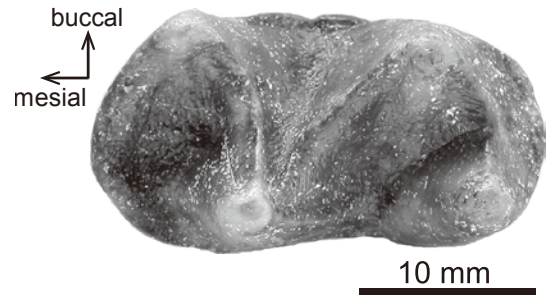


図2. イラワジ堆積層のカリコテリウム科の右下顎大臼歯, AML-N-IR 0035, チャインザウック産, 咬合面観。

しかし他の奇蹄類との詳細な比較をしておらず, この化石が確実にカリコテリウム科であることは証明できていない。また産出層準も, 後述するヒッパリオン *Hipparion* の産出層の約15m上部としており, 本当に下部鮮新統であるか疑問が残っている。

Tsubamoto *et al.* (2006) はグウェビンの上部鮮新統から見つかった2つの遊離歯化石をカリコテリウム科の *Nestoritherium* として報告した。あまりにも断片的すぎるので属の同定は不確定だが, イラワジ堆積層から初めて産出した確実なカリコテリウム科化石である。また, Chavasseau *et al.* (2010) はマグウェイ Magway 地域のオンウェ Ondwe 村近郊の上部中新統からカリコテリウム亜科 *Chalicotheriinae* の下顎骨化石を報告した。この化石には p4 と m1 が保存されているが, 属種の同定までは至っていない。最近ではチャインザウック Chaingzauk の上部中新統上部または下部鮮新統からもカリコテリウム科の下顎大臼歯化石が発見されている (図2)。以上の化石記録をもとにすると, ミャンマー中部ではカリコテリウム科が後期中新世から後期鮮新世まで生息していたことが確実である。属種の同定は今後の追加標本の発見を待たなくてはならないが, グウェビンおよびチャインザウックから産出した標本は, 歯冠が比較的低いことから, カリコテリウム亜科の可能性が高い。

ウマ科 Equidae

ウマ科の化石は, イエーナンジャウンからマグウェイにかけて複数の地点に分布する上部中新統から産出する (Stamp, 1922; Colbert, 1938; Takai *et al.*, 2006; Jaeger *et al.*, 2011)。ほとんどの標本が遊離歯と体肢骨の一部であるが, 上顎頰歯の特徴などから現生のウマ属 *Equus* ではなく, 3本指の化石種ヒッパリオン属 *Hipparion* であることが確認されている。

これまでミャンマーで見つかったヒッパリオン類の化石は, 暫定的に *Hipparion antelopinum* または *Hipparion* sp. として報告されてきた (Colbert, 1938; Takai *et al.*, 2006; Jaeger *et al.*, 2011)。そもそも *Hipparion antelopinum* はシワリク層群中部のドク・パタン層 Dhok

Pathan Formationから産出した左上顎骨片をもとに *Hippotherium antelopinum* として記載され (Falconer and Cautley, 1849), 後に *Hippotherium* との違いから *Hipparion antelopinum* に変更された (Gaudry, 1862). ヒッパリオン類は主に頭骨の特徴に基づき分類されるため, 遊離歯や骨の破片だけでは確実な種同定が見込めない.

ユーラシアのヒッパリオン類の系統分類は未だに混乱を極めているが, 現在のところ以下の4系統に分ける説が有力である: (1) *Hippotherium*-Complex (旧大陸における初期のヒッパリオン類), (2) *Hipparion* s.s.-group (狭義のヒッパリオン), (3) *Cremohipparion*-group (東部地中海周辺のヒッパリオン類), (4) “*Sivalhippus*”-Complex (南アジアのシワリク系のヒッパリオン類) (Bernor and Hussain, 1985). このなかで *Hipparion antelopinum* は *Hipparion* s.s.-group に含まれるが, イェーナンジャウンから見つかったヒッパリオン類の上顎類歯のエナメル皺のパターンは, *Hipparion antelopinum* の模式標本よりも複雑で pli caballin が2重または3重をなす (図3). これらは “*Sivalhippus*”-Complex の特徴と一致する. したがってミャンマーのヒッパリオン類は *Hipparion antelopinum* ではなく, シワリクに生息していた “*Sivalhippus*”-Complex の系統に属する可能性が高い. 特に *Sivalhippus perimense*

と *Sivalhippus theobaldi* のどちらか, あるいは両方の種が生息していた可能性がある (なお研究者によっては *Sivalhippus* を亜属とみなし, *Hipparion perimense* と *Hipparion theobaldi* とすることもあるので注意が必要である). また Sun (2013) は中国雲南省の上部中新統産 *Hipparion* を *Hipparion theobaldi* と *Hipparion lufengensis* の2種に分け, ミャンマーのヒッパリオン類は前者に含まれるとしている. タイ北部の上部中新統下部ソップ・メ・タム動物相 Sop Mae Tham fauna から *Hipparion* の化石が見つかったが, 種は同定されていない (仲谷ほか, 2002).

シワリクや中国雲南省からは *Hipparion* だけではなく *Equus* も多数報告されている (Colbert, 1935a, 1940). ミャンマーでは *Equus* の報告はほとんどないが, 更新世以降の堆積物から唯一 *E. yunnanensis* とされる歯が見つかった (Colbert, 1943).

ミャンマーの新第三紀偶蹄目化石

イノシシ科 Suidae

イノシシ科はミャンマーの中部中新統からもイラワジ堆積層からも多産する動物群である (Pilgrim, 1910a, 1910b, 1926, 1927; Matthew, 1929; Colbert, 1935a, 1938, 1943; Cotter, 1938). 現在はリストリオドン亜科 Listriodontinae の *Listriodon*, テトラコドン亜科 Tetraconodontinae の *Parachleuastochoerus*, *Tetraconodon*, *Sivachoerus*, イノシシ亜科 Suinae の *Sus*, *Propotamochoerus*, *Potamochoerus* が確認されている.

リストリオドン亜科は二稜性の臼歯を持つことが特徴である. ザガイン管区のタウンビンジ Taungbyinge 周辺で “マストドン類” (長鼻目) とともに *Listriodon pentapotamiae* が報告されている (Pilgrim, 1927). その産出層はおそらく中期中新世末の淡水成ペグー層と思われるが確実ではない. アジアにおけるリストリオドン亜科の最古の化石はパキスタンのブグティ Bugti の下部中新統から産出している. シワリクでは中部中新統チンジ層 Chinji Formation から *L. pentapotamiae* が報告されており (Pilgrim, 1926; Colbert, 1935a), 中国でも同年代の地層から *Listriodon* が発見されている (Colbert, 1934; Liu and Li, 1963; Chang, 1974).

テトラコドン亜科は P/p3 と P/p4 が大型化し, 歯のエナメル質の表面に皺があるのが特徴的な絶滅系統である. *Parachleuastochoerus* は小型のテトラコドン類で, 南ヨーロッパと中国南部, タイ北部の上部中新統から報告されており (Pickford *et al.*, 2004), ミャンマーではミンジン Mingin 近郊とイェーナンジャウン地域のトゥウィンゴン Twingon から化石が発見されている (図4). ミャンマーの標本は中国南部の *Parachleuastochoerus sinensis* よりやや小さいが, 化石が断片的なため種同定には至っ

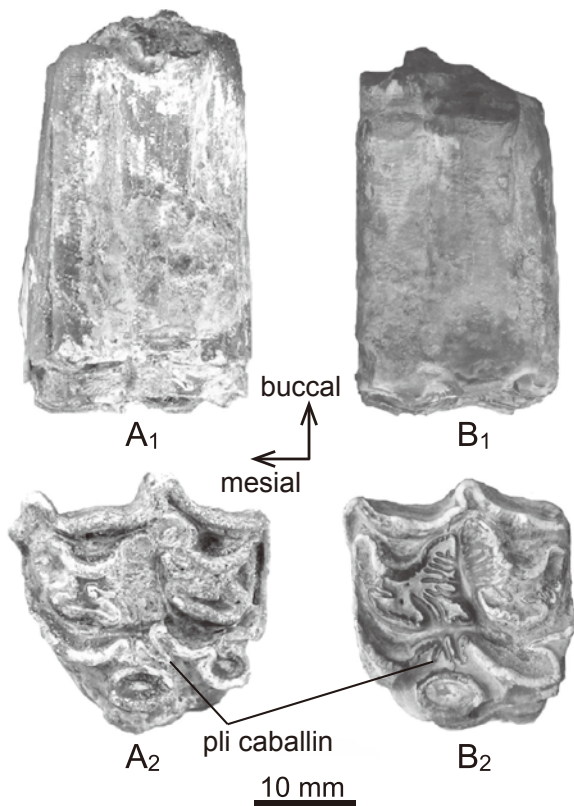


図3. イラワジ堆積層のウマ科 (*Hipparion* sp.) の上顎類歯. A, 左 P4, MUDG-V 1135, イェーナンジャウン産: A₁, 頬側面観; A₂, 咬合面観. B, 左 M1, MUDG-V 1062, イェーナンジャウン産: B₁, 頬側面観; B₂, 咬合面観.

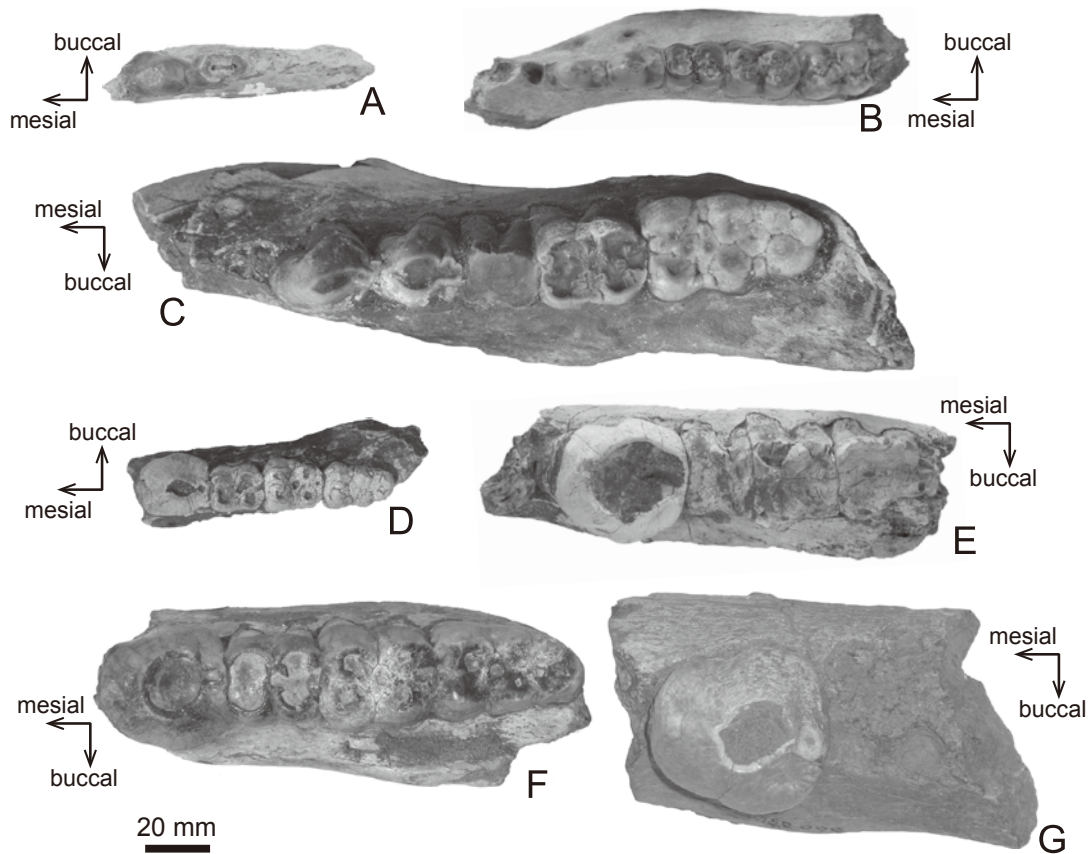


図4. イラワジ堆積層のイノシシ科化石 (全て咬合面観). A, *Parachleustochoeerus* sp.の右下顎骨 (含p3-p4), IR 0092, ミンジン産. B, *Propotamochoerus hysudricus*の右下顎骨 (含p3-m3), IR 0190, チャインザウック産. C, *Sivachoerus prior*の左下顎骨 (含p3-m3), IR 3702, チャインザウック産. D, *Tetraconodon malensis*の右下顎骨 (含p4-m3), IR 0084, マレー産. E, *Tetraconodon minor*の左下顎骨 (含p4-m3), 番号・産地不詳. F, *Tetraconodon irramedius*の左下顎骨 (含p4-m3), IR 0088, マレー産. G, *Tetraconodon irramagnus*の左下顎骨 (含p4), YUDG-Mge 090, 産地不詳.

ていない。

*Tetraconodon*は中型～大型のテトラコノドン類で、シワリク層などから複数種 (*T. magnus*, *T. intermedius*, *T. minor*) が記載された (Pilgrim, 1910b, 1926; Van der Made, 1999). ミャンマーでは上部中新統から4種 (*T. irramagnus*, *T. irramedius*, *T. minor*, *T. malensis*) 発見されている (Pilgrim, 1910b; Thaung-Htike *et al.*, 2005, 2008; 図4). テトラコノドン類の化石はそれほど多くないが、比較的大型で遠心の小白歯が極端に大型化することが知られている. *T. malensis*は最も小型の種で、マレー Malé とチャウンウー Chaung U の淡水成ペグー層最上部 (中期中新世末) から産出した標本をもとに新設された (Thaung-Htike *et al.*, 2005). Chavasseau *et al.* (2006) は *T. malensis* をタイから見つかった *Conohyus thailandicus* と見なしていたが、Thaung-Htike *et al.* (2005) は小白歯や大白歯の大きさや形態が異なると指摘して、*Tetraconodon* の新種に分類した. *T. minor* はイエーナンジャウンから発見された標本をもとに記載された小型の種で (Pilgrim, 1926), 2003年にパウク Pauk の南20 kmにあるチャインソン Chaing Song から上顎歯列が

発見されている. 模式標本も追加標本も詳細な発見地点は不明であるが、近隣の化石産地の情報から年代は後期中新世と思われる. また Thaung-Htike *et al.* (2007) は上部中新統から発見されたテトラコノドン類を2タイプの新種 (大型の *T. irramagnus* とやや小型の *T. irramedius*) として記載した. これらの種では M/m1 に対する P/p3, P/p4, M/m3 の比率や全体的なサイズがシワリクの種 (*T. magnus* と *T. intermedius*) と明確に異なっていることから区別できる.

Tetraconodon の進化傾向として、歯のサイズの大型化と P/p3, P/p4 の極端な肥大化が指摘されている (Pickford, 1988; Van der Made, 1999; Thaung-Htike *et al.*, 2007 など). ミャンマー各地で様々な進化段階の化石が見つかることから、その起源と進化の中心地はミャンマーだったのではないかと考えられている (Thaung-Htike *et al.*, 2007). またシワリクでは *Tetraconodon* が 9.3 Ma 以降見つからないので、後期中新世の前半に絶滅したようである.

Sivachoerus は中型のテトラコノドン類で、後期中新世～鮮新世のアジア南部から見つかる *Sivachoerus prior*

の1種だけが含まれている (Pilgrim, 1926). アフリカから発見されていた“*Sivachoerus*”は、現在では全て *Nyanzachoerus* として別属にされている (Van der Made, 1999). Van der Made (1999) は *Conohyus* の一部や原始的な *Nyanzachoerus* を *Sivachoerus* に含めているが、あまり受け入れられていない。ミャンマーではチャインザウック、チャウンウー、セイピュー Seikpyu など後期中新世～鮮新世の地点から発見されている (図4). *Sivachoerus* の進化史についてはアジア起源説とアフリカ起源説があり、前者は中期中新世のアジア南部に生息していたテトラコドン科の小型種である *Conohyus* から *Sivachoerus* が分岐したという考えで (Colbert, 1935b; Van der Made, 1999), 後者は後期中新世～鮮新世にアフリカに生息していた *Nyanzachoerus* がアジアに侵入して *Sivachoerus* に進化したとするものである (Pilgrim, 1926; Pickford, 1989). こういった *Sivachoerus* の起源と初期進化の議論は未だに続いているが、ミャンマーで見つかっているテトラコドン類の産出年代を確定することにより最終的な結論が得られるだろう。

イノシシ亜科の *Propotamochoerus* は中期中新世から鮮新世にアジア南部～アフリカに生息していた絶滅属である (Harris and Liu, 2007). ミャンマーからは中型の *Propotamochoerus hysudricus* と小型の *Propotamochoerus wui* の2種が報告されている。*Propotamochoerus hysudricus* はシワリク層群中部のナグリ層 Nagri Formation 上部～ドク・パタン層から発見された化石をもとに記載され、ミャンマーでは複数の地点 (ティヤカウ Thitkyakauk, ミンジン, チャインザウック) の上部中新統～下部鮮新統から産出している (Thaung-Htike *et al.*, 2006; 図4). アラビア半島 (アブダビ, アラブ首長国連邦) と中国雲南省からも報告がある (Bishop and Hill, 1999; Liu and Ji, 2004). *Propotamochoerus wui* は中国雲南省禄豊 (Lufeng) の上部中新統から発見されていた下顎骨をもとに新種記載され (Van der Made and Han, 1994), ミャンマーの上部中新統からもいくつか標本が報告されている (Chit Sein, 2006). この化石記録は後期中新世にミャンマーと雲南省の動物相の交流があったことを示している。

現在のミャンマーに生息するイノシシ科はイノシシ *Sus scrofa* のみであるが、Colbert (1943) はマグウェイ近郊の上部イラワジ堆積層 (後期鮮新世?) から発見された下顎骨片をカワイノシシ属の一種 *Potamochoerus* sp. として記載した。カワイノシシは現在サハラ以南のアフリカに生息しているが、更新世にはシワリクや中国南部にも分布していたらしい (Harris and Liu, 2007)。

Sus は前期鮮新世にユーラシア大陸で出現したと考えられている (Harris and Liu, 2007). *Sus* に類似した化石はグウェビンの上部鮮新統から発見されているが、断片的で *Propotamochoerus* との区別が難しい (Thaung-Htike *et*

al., 2006). 確実に *Sus* とみなせる化石が産出するのは更新世以降である。ミャンマー南部に位置するナウンウェタウン Naungkwe Taung の中期更新世とみられる洞窟堆積物中から *Sus* に近縁な種を含む2種類のイノシシ科の化石が報告されている (Pickford, 2013)。

アントラコテリウム科 Anthracotheriidae

アントラコテリウム科はカバ科に近縁な絶滅グループである (Orliac *et al.*, 2010). ミャンマーでは中部始新統ボンダウン層 Pondaung Formation 以降の時代から出現し、少なくとも鮮新世 (上部イラワジ堆積層) まで生息していた (Tsubamoto *et al.*, 2012). 中期中新世には鈍頭歯型の *Microbunodon silistrensis* と月状歯型のボスリオドン亜科 Bothriodontinae が産出していて、どちらも低歯冠で森林棲だと考えられる。

前期～後期鮮新世では低歯冠・鈍頭歯型の *Microbunodon milaensis* と中歯冠・月状歯型で草原棲 (grazer) の *Merycopotamus dissimilis* が共産する (図5). これは、中期中新世と比べて鮮新世ではやや乾燥化したことを示している。低歯冠の *Microbunodon milaensis* はシワリク層群では後期中新世の前半で絶滅してしまう (Barry *et al.*, 2002; Lihoreau and Ducrocq, 2007). 一方、ミャンマーでは後期鮮新世まで生き残っていることから、後期中新世の乾燥化後も、ミャンマー中部ではまだ森林環境がシワリク層よりも多く残っていたことを示唆する。

カバ科 Hippopotamidae

カバ科の起源は中期中新世のアフリカで、後期中新世の後半にユーラシアに侵入し、ヨーロッパと東アジアに急速に分布域を広げたと考えられている (Pickford, 1983; Boissérie, 2007). 現生のカバ類はアフリカに生息するコビトカバ *Choeropsis* とカバ *Hippopotamus* の2属に分類され、かつてはアジアの化石カバも *Hippopotamus* に含まれていた (Colbert, 1935b; Hooijer, 1950 など). しかしアジア産のカバ化石では下顎切歯の数が6本あること (*Hippopotams* では4本) などから、現在では全て別属の *Hexaprotodon* として分類されている (Boissérie, 2007). シワリク層群で最も古いカバ化石は5.9 Ma のものであるが、おそらくその出現は7.2 Ma まで遡ると推測されている (Barry *et al.*, 2002). ミャンマーではイェーナンジャウンの上部中新統から発見されているカバの化石が最古であるが、追加標本がないことから個体数は少なかったのかもしれない (Chavasseau *et al.*, 2013)。

シワリクのカバ類はかなり大きな形態の変異を示すが、現在のところ *Hex. sivalensis* と *Hex. palaeindicus* の2種にまとめられ、さらにいくつかの亜種が知られている。前者が後期中新世に出現し、大型化しながら多様化したらしい。後者は鮮新世の末頃から放散を始め、さらに東に拡散していったと考えられている (Boissérie, 2007). 一

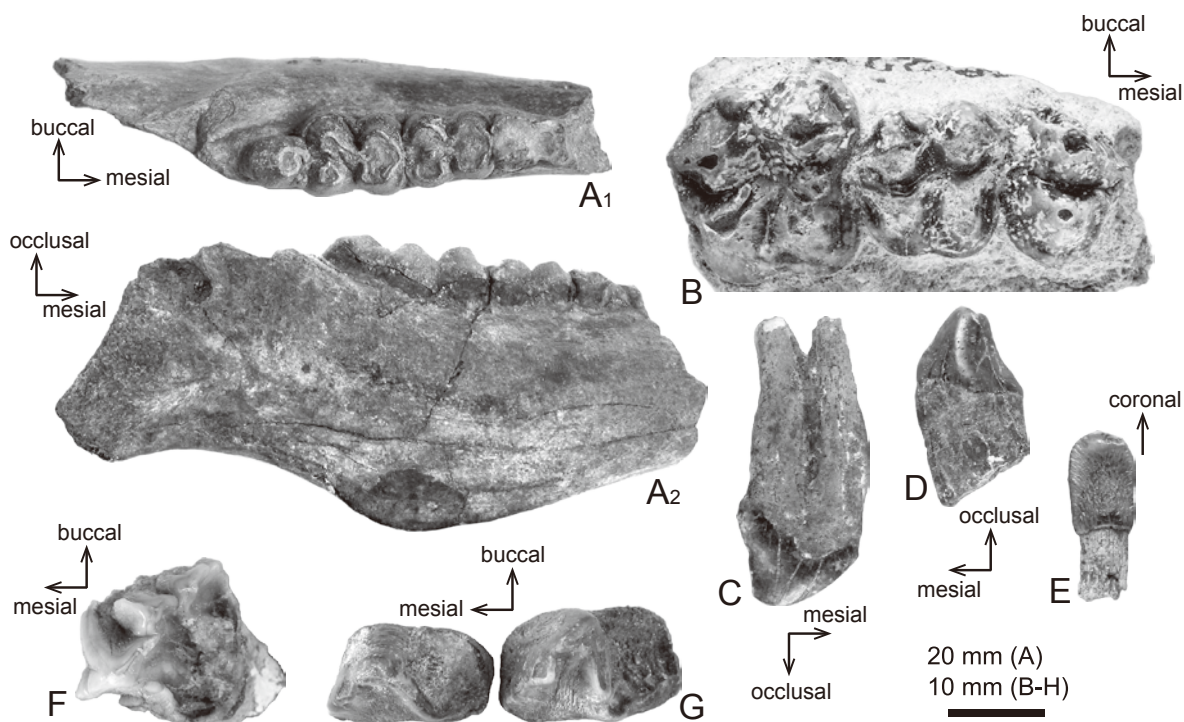


図5. イラワジ堆積層のアントラコテリウム科化石 (A-D: *Microbunodon milaensis*; E-G: *Merycopotamus dissimilis*). A, 左下顎骨 (含m1-m3), IR 2188, チャインザウック産: A₁, 咬合面観; A₂, 舌側面観. B, 右上顎骨 (含P4-M2), IR 2756, チャインザウック産, 咬合面観. C, 右P1, IR 1320, チャインザウック産, 頬側面観. D, 左p1, IR 1321, グウェビン産, 頬側面観. E, 切歯, IR 1329, チャインザウック産, 舌側面観. F, 左P3断片, IR 1312, グウェビン産, 咬合面観. G, 右p3-p4, IR 1306, チャインザウック産, 咬合面観.

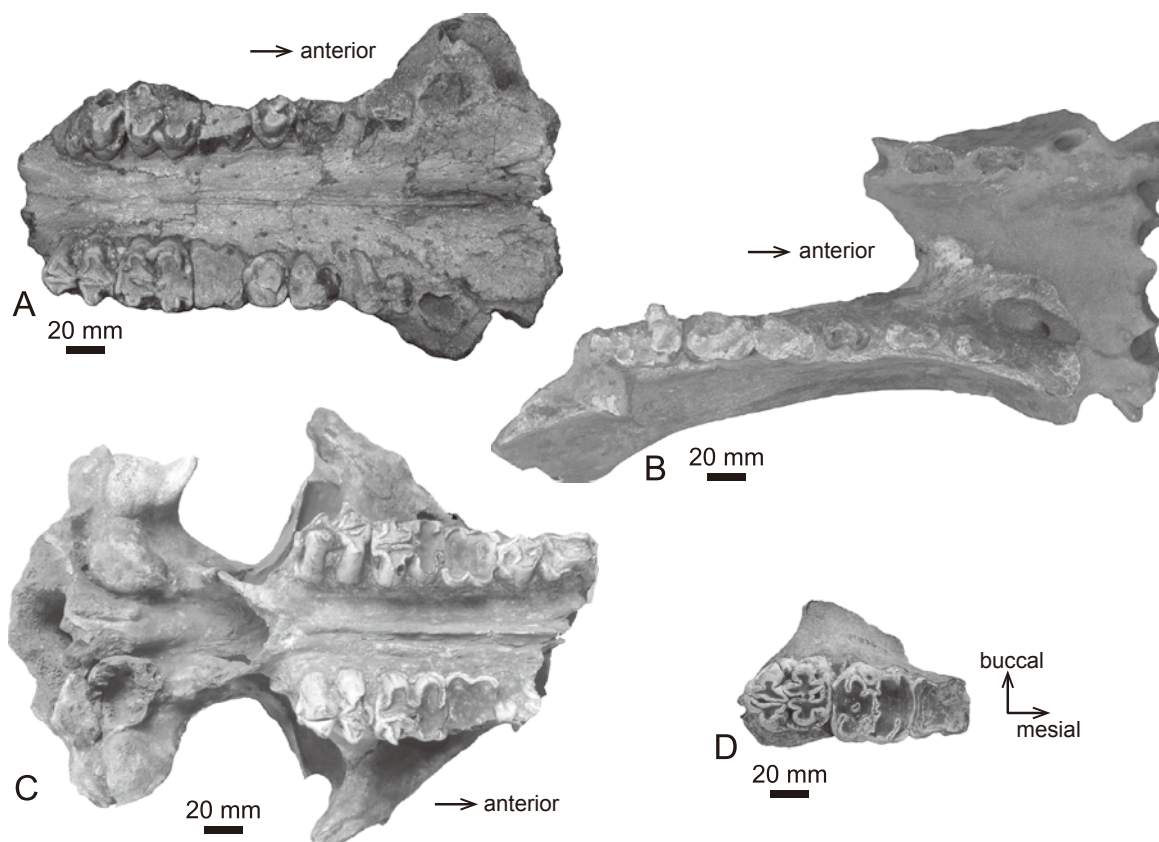


図6. イラワジ堆積層のカバ科化石 (全て咬合面観). A, *Hexaprotodon iravaticus*の頭骨 (含左右P2-M3), IR 0438, ジェビユー・レトマ産. B, *Hex. iravaticus*の下顎骨 (含右i3, c-m3, 左c-p3), IR 0449, ジェビユー・レトマ産. C, *Hex. cf. sivalensis*の頭骨 (含右P3-M3, 左P4-M3), IR 0046, グウェビン産. D, *Hex. cf. palaeindicus*の右上顎骨 (含M1-M3), MUDG-V 1002, シェインマガ産.

方, ミャンマーでは *Hex. cf. sivalensis*, *Hex. iravaticus*, *Hex. cf. palaeindicus* の3種が確認されている (Thaung-Htike, 2012; 図6). *Hex. iravaticus* はイラワジ堆積層から発見された若い個体の下顎骨を模式標本としていて, *Hex. sivalensis* よりも若干小さく, 下顎オトガイ部や歯の形態に差異が見られる. ミャンマーの *Hex. cf. sivalensis* はシワリクのものよりひとまわり小さく, ジャワ島の小型の *Hex. sivalensis* の祖先種にあたると考えられている. より派生的な *Hex. palaeindicus* は更新世以降の地層から見つかる種で, 頬歯の咬頭パターンが複雑であるため容易に区別できる. ミャンマーの *Hex. cf. palaeindicus* は大小二つのタイプがあり, 小型のものはシワリクのものより明らかに小さいので別種の可能性もある.

Hexaprotodon に限らずカバ科のほとんどの系統では, 水中生活に適應して眼窩の位置が頭骨上面より突出していく進化傾向があるが, グウェビンの上部鮮新統から発見された *Hex. cf. sivalensis* の頭骨は眼窩の位置が頭骨上面より突出していない. パキスタンのシワリク層群ではカバ科は鮮新世末～前期更新世の間に絶滅しており (Hussain *et al.*, 1992; Barry *et al.*, 2002), アジア地域におけるモンスーン気候の発達による乾燥化の影響を受けたと考えられている. 一方, ミャンマーでは後期鮮新世のグウェビン地域から3種類のカバ科の化石が確認されている. またジャワ島では後期更新世まで生き残っていたことから (Van den Bergh *et al.*, 2001), 東南アジアが南アジアよりもカバにとって生息しやすい環境だったと推定できる.

マメジカ科 Tragulidae

マメジカ科の現生種は森林に生息する夜行性の反芻類である. 現在は南～東南アジアと中央アフリカ西部にしか分布していないが, その化石は主に南～東南アジア (シワリク, タイ, 中国南部), ヨーロッパ, アフリカ北部などの中新統から発見されている (Rössner, 2007). 最も古い化石はタイの上部始新統産 *Archaeotragulus* であるが (Métais *et al.*, 2001), 起源地に関しては不明な点が多い. シワリク層群から産出したマメジカ科は中型の *Dorcabune* と小型の *Dorcatherium* に分類されており, それぞれ複数種含む. 一方, ミャンマーの新第三系マメジカ科化石の報告はそれほどない. Noetling (1901) がイエーナンジャウンの中部中新統淡水成ペグー層から産出した小型偶蹄類の下顎臼歯の化石をアントラコテリウム科の *Anoplotherium birmanicum* として報告した. その後, Pilgrim (1910b) はこの化石をマメジカ科の *Dorcatherium birmanicum* に改めている.

最近では Chavasseau *et al.* (2006) がチャウンターに分布する中部中新統から2種のマメジカ科 (*cf. Siamotragulus* sp. と *cf. Siamotragulus sanyathanai*) の歯の化石を報告している. これらの化石はシワリク層群からの *Dorcatherium* よりもタイの中部中新統産のマメジカ

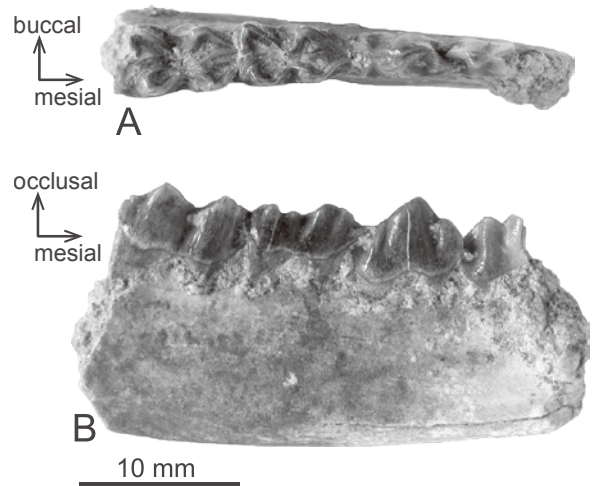


図7. イラワジ堆積層のマメジカ科 (小型種) の左下顎骨 (含 p3-m2), IR 1314, チャインザウック産. A, 咬合面観. B, 舌側面観.

科化石とよく似ている (Chavasseau *et al.*, 2006).

我々の共同調査でチャインザウックの下部イラワジ堆積層 (後期中新世後期～前期鮮新世) およびグウェビンの上部イラワジ堆積層 (後期鮮新世) の両方から *Dorcabune* と小型のマメジカ科 (図7) を発見した. 前者はシワリク層群の *Dorcabune anthracotheroides* とサイズが非常に近い (Pilgrim, 1915; Colbert, 1935a). また後者の小型のマメジカ科は, Colbert (1935a) がシワリク層群から報告した *Dorcatherium* sp. とほぼ同じ大きさで, *Dorcatherium minus* よりも小さい. この小型のマメジカ科は *Dorcatherium* とはやや異なる特徴も見られるので, 属レベルの分類を見直す必要がある.

キリン科 Giraffidae

イラワジ堆積層のキリン科化石は上部中新統下部 (*Hipparion* の産出層準) に限られており, 産出数もほかの偶蹄類に比べるとあまり多くない. 中新世のユーラシア・アフリカ大陸には, 中手足骨が太短く現生のオカピ *Okapia johnstoni* のような体型をしたシバテリウム類 *Sivatheriinae* が生息していた (Solounias, 2007). インド・パキスタンのシワリク層群中部からはシバテリウム類の化石が何種類か発見されており, そのうちブラマテリウム属 *Bramatherium* を主とする中型種がイラワジ堆積層からも産出している (Lydekker, 1876; Nishioka *et al.*, 2014 など).

Lydekker (1876) はミャンマー中部の下部イラワジ堆積層から発見されたシバテリウム類の化石を *Vishnutherium iravaticum* として分類し, また Pilgrim (1910a) はミャンマー中部バガン Bagan より南方に位置するシングー Singu から発見された遊離歯化石を用いて *Hydaspiatherium birmanicum* を記載した. その後 Matthew (1929) および

Colbert (1938) は, *V. iravaticum* がシワリク層群ドク・パタン層から発見されている *H. megacephalum* と明確に区別できないと指摘している. 最近の研究では, シワリク層群から発見されている種を含めて *Hydaspitherium* と *Vishnutherium* を *Bramatherium* のジュニアシノニムとする見解が一般的になっている (Geraads, 1986 など).

イラワジ堆積層から報告されている *Hydaspitherium* (= *Bramatherium*) *birmanicum* と *Vishnutherium* (= *B.*) *iravaticum* は主に臼歯のサイズ差で区別されているが (Pilgrim, 1910a), 標本数が少なく種内変異の可能性も考慮すべきであり, イラワジ堆積層のキリン科化石は現段階でブラマテリウム属の一種 *Bramatherium* sp. とまでしか分類できない.

シバテリウム類は大型で独特な形をした角と偏平な四肢骨に特徴があるが, イラワジ堆積層から発見されている化石のほとんどは下顎骨や遊離歯であるため同定が難しい. *Bramatherium* の産出は, 現在のところマグウェイ地域 (テピンガン Tebingan など) とイエーナンジャウン地域の上部中新統下部から発見されており (図8), これらはウマ科の *Hipparion* の産地と完全に一致している. これらをシワリク層群のドク・パタン層から発見されているシバテリウム類と比較すると, そのサイズは *Bramatherium perimense* よりやや小さく, *Hydaspitherium* (= *B.*) *megacephalum* と一致する. さらに, タイ北東部

のクラート化石博物館 (ナコンラチャシマ・ラジャバット大学) にはマグウェイまたはイエーナンジャウン付近で採取されたとされる *Bramatherium* の顎歯や四肢骨が保管されている (Nishioka *et al.*, 2014). 同博物館には, タイのクラート地域に分布する上部中新統から産出した *Bramatherium* 化石も収蔵されており, 歯の形態はイラワジ堆積層の種と差異がない.

シワリク層群では, シバテリウム類のうち最大種の *Sivatherium giganteum* が鮮新世以降も生存していたとされている (Hussain *et al.*, 1992). しかし, 本種はイラワジ堆積層やタイの新第三系・第四系から見つからないので, 東南アジアのキリン科化石は現在のところ *Bramatherium* sp. 一種のみである. ブラマテリウム類 (*Bramatherium* や *Hydaspitherium* などを含むグループ) は後期中新世末までに絶滅する (Montoya and Molares, 1991; Barry *et al.*, 2002). イラワジ堆積層でも, 最も調査の進んでいるチャインザウックとグウェビンからキリン科の化石が産出していないので, ミャンマー中部でも後期中新世末までに消滅した可能性が高い.

ウシ科 Bovidae

イラワジ堆積層のウシ科化石は最も多く標本が発見されているが, その分類は研究者によって様々である (表1). Pilgrim (1939) はシワリク層群のウシ科化石に関するモノグラフの中で, チャインザウック地域やマンダレーの南西にあるアヴァ Ava 地域から発見されたウシ科化石を記載し, *Tragoportax* cf. *islami*, *Sivaportax dolabella*, *Proleptobos birmanicus*, ?*Proamphibos* cf. *lachrymans*, *Pachyportax latidens* var. *dhokpathanensis* の5種に分類した. これらのうち *Tragoportax* cf. *islami*, ?*Proamphibos* cf. *lachrymans*, *Pachyportax latidens* var. *dhokpathanensis* の3種はいずれもインド・パキスタンのシワリク層群 (ドク・パタン層～タトロット層) から発見されている種に対比されている.

Colbert (1943) はイラワジ堆積層から見つかった哺乳類化石をもとにウシ科を6種類報告した. ガゼル属 ?*Gazella* sp. やブルーバック亜科 ?*Hippotraginae* gen. et sp. indet., ヤギ亜科 *Caprinae* gen. et sp. indet. といった比較的小型のアンテロップ類とヤギ類に同定したが, いずれも角の先端など断片的な標本である. 大型種は *Hemibos triquetricornis* と ?*Bibos* cf. *sondaicus* を挙げているものの, Pilgrim (1939) の記載した *Proleptobos birmanicus* や他のウシ科と比較されていないので, これらの分類は再検討すべきである.

イラワジ堆積層のウシ科化石は Pilgrim (1939) および Colbert (1943) の研究以後半世紀以上に渡って研究されてこなかった. 最近 Chit Sein (2006) が博士論文の中で, ミャンマー中部のテピンガン, チャウサウンサン Kyauksaungsan, チッソンウェ Kyitsonbwe から見つ

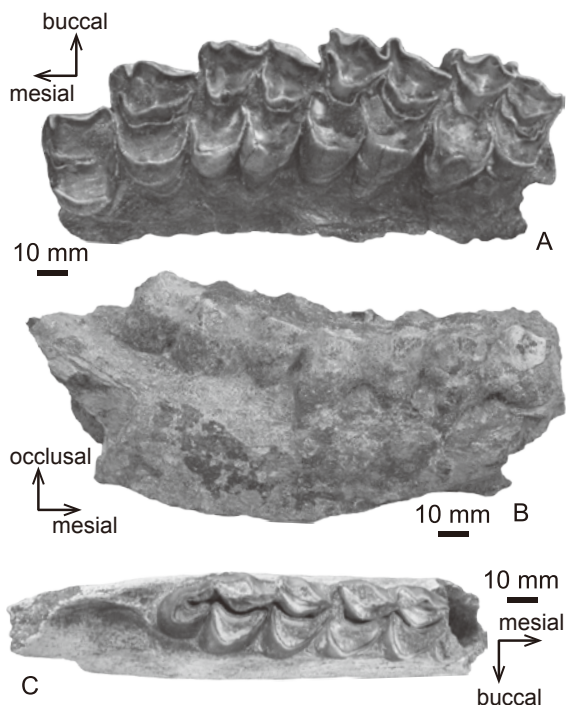


図8. イラワジ堆積層のキリン科 (*Bramatherium* sp.) の臼歯列. A, 左上顎骨 (含P3-M3), NM-YNG 012, マグウェイ産, 咬合面観. B, 右下顎骨 (含m1-m3), IR 1490, テピンガン産, 頬側面観. C, 右下顎骨 (含m2-m3), NM-YNG 007, マグウェイ産, 咬合面観.

表1. イラワジ堆積層のウシ科化石の主な分類史.

Pilgrim (1939)	<i>Tragoportax</i> cf. <i>islami</i>
	<i>Sivaportax dolabella</i>
	<i>Proleptobos birmanicus</i>
	? <i>Proamphibos</i> cf. <i>lachrymans</i>
	<i>Pachyportax latidens</i> var. <i>dhokpathanensis</i>
Colbert (1943)	? <i>Caprinae</i> gen. et sp. indet.
	? <i>Hippotraginae</i> gen. et sp. indet.
	? <i>Gazella</i> sp.
	? <i>Boselaphinae</i> gen. et sp. indet.
	<i>Hemibos triquetricornis</i>
Chit Sein (2006)	? <i>Bibos</i> cf. <i>sondaicus</i>
	<i>Plesiaddax simplex</i>
	Bovidae gen. et sp. indet.
	<i>Tragoportax</i> cf. <i>amalthaea</i>
	<i>Tragoportax</i> cf. <i>rugosifrons</i>
Zin-Maung-Maung-Thein <i>et al.</i> (2011)	<i>Selenoportax vexillarius</i>
	<i>Selenoportax</i> sp.
	cf. <i>Tragoportax</i> sp.
	cf. <i>Selenoportax lydekkeri</i>
	cf. <i>Selenoportax</i> sp.
本研究	Caprinae gen. et sp. indet.
	<i>Helicoportax</i> sp.
	<i>Tragoportax</i> sp.
	<i>Sivaportax dolabella</i>
	<i>Duboisia</i> sp.
	<i>Proleptobos birmanicus</i>
	<i>Pachyportax latidens</i>
	<i>Selenoportax vexillarius</i>
	<i>Selenoportax falconeri</i>

かったウシ科の顎歯化石を記載し, *Plesiaddax simplex*, *Tragoportax* cf. *amalthaea*, *T.* cf. *rugosifrons*, *Selenoportax vexillarius*, *Selenoportax* sp., Bovidae gen. et sp. indet. の6種に分類している. ただし, 我々の調査隊はマグウェイ地域から何十点ものウシ科の角化石を発見したが, それらは *Selenoportax vexillarius* と *Pachyportax latidens* しか含まれていなかった. 一方, Zin-Maung-Maung-Thein *et al.* (2011) はチャインザウックの哺乳類化石群集を報告し, Pilgrim (1939) および Chit Sein (2006) による分類を参照して cf. *Tragoportax* sp. (小型種), cf. *Selenoportax vexillarius* (中型種), cf. *Selenoportax lydekkeri* (大型種) の3種に分けた. Chavasseau *et al.* (2013) はチャウンターとイエーナンジャウンの中部中新統最上部～上部中新統下部から発見された哺乳類化石群集の中にウシ科を何種類か報告しているが, いずれの種も分類は定まっていない.

近年の我々の調査では, 上部中新統下部 (イエーナンジャウン, マグウェイ), 上部中新統上部/下部鮮新統 (チャインザウック), 上部鮮新統 (グウェビン) の各層準からウシ科化石を大量に採取してきた. また, これまでほとんど報告が無かった頭骨および角化石の多く

は現地の博物館やコレクターが所蔵しており, これらを継続的に調査したところイラワジ堆積層のウシ科化石は小型種5種 (*Caprinae* gen. et sp. indet., *Sivaportax dolabella*, *Duboisia* sp., *Helicoportax* sp., *Tragoportax* sp.), 中・大型種4種 (*Proleptobos birmanicus*, *Pachyportax latidens*, *Selenoportax vexillarius*, *Selenoportax falconeri* (= *lydekkeri*)) に分類された (表1). このほかにミャンマー各地の博物館にはスイギュウ属 *Bubalus* の頭骨や角, 顎歯化石が収蔵されている. 産地や年代は不明だが, 少なくともチャインザウックとグウェビンから *Bubalus* に分類される化石は発見されていないので, その出現年代は第四紀である可能性が高い.

ヤギ亜科の一種 *Caprinae* gen. et sp. indet. はチャインザウックから角の破片が1点だけ発見されている (図9A). 細長くねじれが強い角で, 現生のヤギやカモシカとは異なる. このようなタイプのアンテロープ類は通称 “Spiral-horned antelopes” と呼ばれており, 中新世のアフリカやヨーロッパ, イラン, 中国に広く分布していた系統である (Watabe, 1990; Geraads and Güleç, 1999; Zhang, 2003; Bibi, 2011 など). 南アジアのシワリク層群と東南アジアからは全く報告の無い重要な化石記録でもある.

Sivaportax dolabella は Pilgrim (1939) の記載した角が唯一の標本であったが, その後チャインザウックやグウェビンから追加標本が多く発見されたので (図9B), イラワジ哺乳類相を代表するウシ科の一種であることが明らかになった. *Sivaportax* はジャワ島の下部～中部更新統から見つかるデュボイシア属 *Duboisia* および現生のニルガイ属 *Boselaphus* を含むニルガイ族 *Boselaphini* に含まれると考えられているが (Pilgrim, 1939), 前頭骨から角の基部にかけての形状を比較するとニルガイ族と区別され, *Protragocerus* や *Tragoportax* を含むトラゴポルタキン族 *Tragoportacini* と類似している. ミャンマーから *Duboisia* の頭骨も1点だけ発見されている (図9C). バガンの遺跡発掘中に上部イラワジ堆積層または中期更新世以降の沖積層から産出した標本で, *Sivaportax* よりも短く前後に扁平な角をしている. これらの他に *Helicoportax* sp. と *Tragoportax* sp. に同定された角がそれぞれイエーナンジャウンとチャインザウックから発見されているが, 種分類についてはまだ検討の余地がある.

中・大型のウシ科である *Proleptobos birmanicus*, *Pachyportax latidens*, *Selenoportax vexillarius*, *S. falconeri* はいずれもウシ族 Bovini の初期グループ (stem Bovini) で, それぞれ歯のサイズや形状がよく似ているため顎歯では種を識別することが困難だが, 頭骨および角の形態差は明確である (図9D–G). *Proleptobos birmanicus* はもともと角をもたない雌の頭骨を模式標本として記載されたが, 新たな標本では側頭骨から後頭骨の間にかけて発達する側頭隆起が強く, この外形が正方形である特徴などが模式標本と一致することから, その雄 (角) の形態

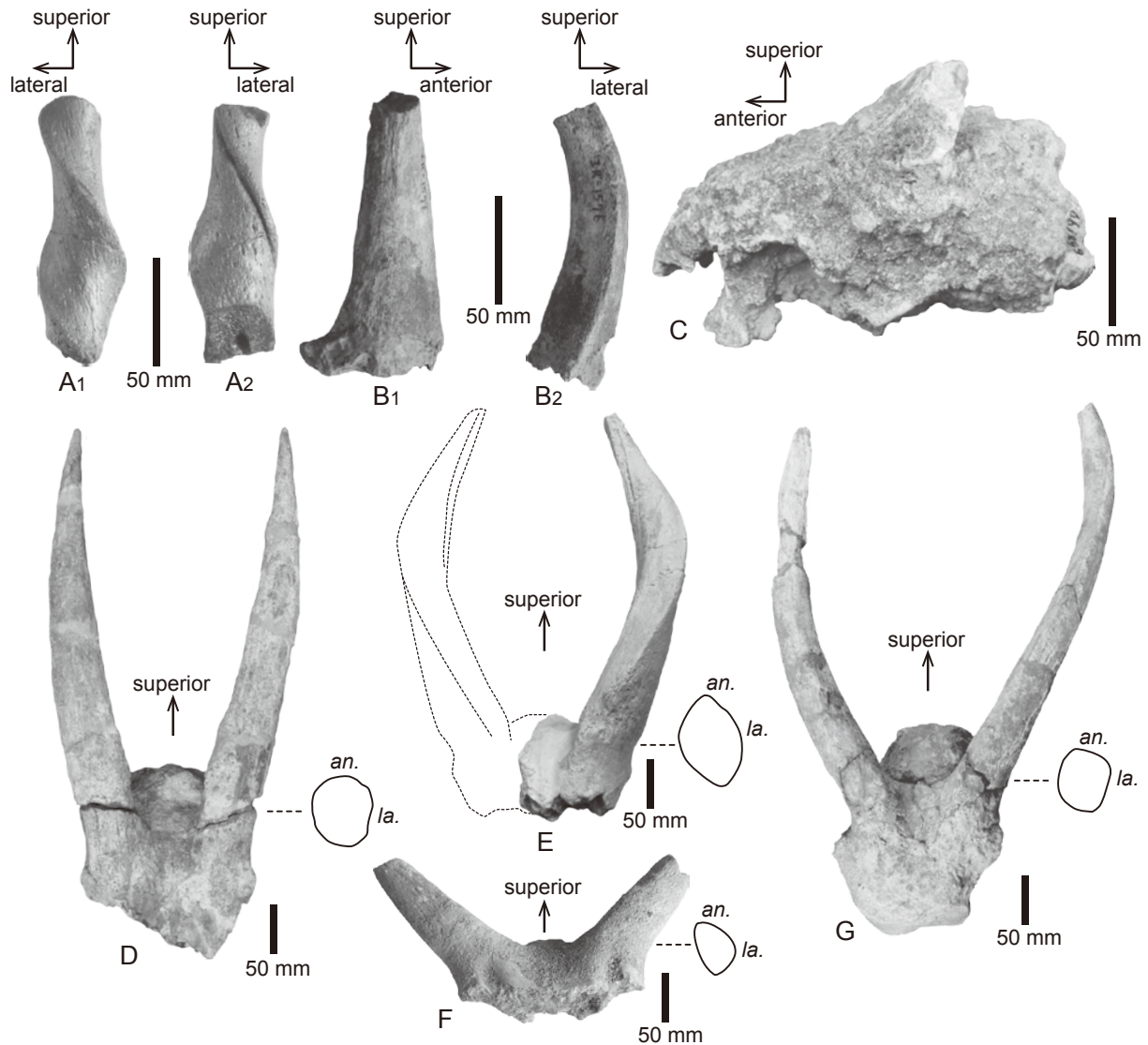


図9. イラワジ堆積層のウシ科化石. A, Caprinae gen. et sp. indet. の右角, IR 3138, チャインザウック産: A₁, 前面観; A₂, 後面観. B, *Sivaportax dolabella* の左角, IR 1576, グウェピン産: B₁, 内側面観; B₂, 前面観. C, *Duboisia* sp. の頭骨, BAM 558/99, バガン産, 左側面観. D, *Proleptobos birmanicus* の頭骨, 個人蔵, ミャンマー中部産, 前面観. E, *Pachyportax latidens* の頭骨 (左半分), NPT 2015/01/2356, ミャンマー中部産, 前面観. F, *Selenoportax vexillarius* の頭骨, IR 3693, チャインザウック産, 前面観. G, *Selenoportax falconeri* の頭骨, 個人蔵, ミャンマー中部産, 前面観. D から G は左角基部の断面を描いた (略語: an, anterior; la, lateral).

が判明した。*Proleptobos birmanicus*の角は円錐形で左右ほぼ平行に伸び、鮮新世に出現した*Leptobos*と類似している。一方、*Selenoportax*や*Pachyportax*の角は前後に鋭い稜線 (keel) が発達し、断面が楕円形または三角形になる。角軸は基部で外側に広がり、中心付近でねじれながら内側に向かって湾曲している。*Proleptobos birmanicus*と比較すると*Selenoportax*や*Pachyportax*の頭骨は側頭隆起の面積が大きく起伏が小さいので、化石としてよく産出する脳頭蓋部分でも区別できる。

Pilgrim (1939) が *Tragoportax* や *Proamphibos* と記載した標本は、その角の形状が *Selenoportax* または *Pachyportax* と類似するので誤同定と考えられる。Colbert (1943) の報告した *Caprinae* gen. et sp. indet. は

*Sivaportax dolabella*の角と同様である。また、?*Gazella* sp. や ?*Hippotraginae* gen. et sp. indet. の角とされる標本はいずれも真つすぐな円錐形をしており、*Proleptobos birmanicus*の角の先端部と外見が一致する。*Hemibos triquetricornis*とされている頭骨は比較的大きく、内外両方向に膨らんだ角断面を持つので *Selenoportax falconeri* のものであろう。

奇蹄類・偶蹄類化石群集の年代変化

淡水成ペグー層およびイラワジ堆積層を含めたミャンマー中部の新第三系哺乳類相は従来下部イラワジ相と上部イラワジ相に分けられてきたが (Colbert, 1938 など),

各産地の哺乳類化石群集を属レベルで比較すると、(1) 中期中新世、(2) 後期中新世前期、(3) 後期中新世末～前期鮮新世、(4) 後期鮮新世の4つの年代群集に細分できる(高井ほか, 2018)。

中期中新世の哺乳類相はチャウンターやタンビンカン
の化石群集が相当する(Chavasseau *et al.*, 2006, 2013; Thaung-Htike *et al.*, 2008; Zin-Maung-Maung-Thein *et al.*, 2010; Tsubamoto *et al.*, 2012)。奇蹄類と偶蹄類はサイ科の *Brachypotherium*、アントラコテリウム科の *Microbunodon*、イノシシ科の *Listriodon*、*Tetraconodon* (または *Conohyus*)、マメジカ科の cf. *Siamotragulus* といった絶滅属で構成されており、現生属は含まれていない。この時代の化石はまだデータが十分とは言えないが、*Brachypotherium* や *Microbunodon*、*Conohyus* の産出がシワリク層群チンジ層(中期中新世末)の化石群集と対応づけられている(Takai *et al.*, 2006; Chavasseau *et al.*, 2013)。一方、タイの中部中新統から上部中新統でも *Brachypotherium*、*Conohyus*、*Siamotragulus* が見つかったため(Ducrocq *et al.*, 1994; Chaimanee *et al.*, 2007)、この時代の哺乳類相はミャンマーとタイで共通している。Pickford *et al.* (2004) はタイ北部チェンムアン Chiang Muan から発見された中期中新世の哺乳類化石群集を中国雲南の同年代の化石群集と対比して、類人猿や長鼻類がシワリク層群の種よりも類似していると指摘した。確かに、イノシシ科の *Propotamochoerus wui* などミャンマーと中国をつなぐ化石種も発見されているが、これらの哺乳類相を一連のものとして考えるには議論の余地がある。

後期中新世前期の哺乳類相はイエーナンジャウン(下部イラワジ堆積層)やマグウェイ南部の化石群集が相当する(Chavasseau *et al.*, 2013; 本研究)。ウマ科の *Hipparion* とキリン科の *Bramatherium* の産出が特徴で、その他 *Merycopotamus* や *Propotamochoerus* などアントラコテリウム科とイノシシ科の多様性が増加する。この年代のウシ科化石の分類は不明であるが(Chavasseau *et al.*, 2013)、我々の調査ではマグウェイとイエーナンジャウンから初期のウシ族である *Selenoportax* と *Pachyportax* の角化石が発見されている。シワリク層群では *S. vexillarius*、*S. falconeri*、*P. latidens* (*S. giganteus* を含む) がそれぞれ 10.2～9.8 Ma, 9.3～8.9 Ma, 8.5～7.3 Ma の層準から発見されており出現年代が重ならないが(Gentry *et al.*, 2014)、後期中新世前期以降のミャンマー中部では *Selenoportax* と *Pachyportax* が共存していた可能性が高い。

後期中新世末～前期鮮新世の哺乳類相はチェーンザウックの化石群集が相当する(Zin-Maung-Maung-Thein *et al.*, 2011 など)。中期中新世の *Brachypotherium* や後期中新世前期まで生存していた *Hipparion* は、後期中新世後期以降の産地から全く発見されていない。この時代の哺乳類相は、7～6 Ma 頃にアフリカからアジアに移入したとされているカバ科の *Hexaprotodon* が出現することで

特徴づけられている(Barry *et al.*, 2002; Vignaud *et al.*, 2002; Thaung-Htike, 2012)。イノシシ科は *Tetraconodon* や *Parachleuastochoerus* が消滅し、*Sivachoerus* と *Propotamochoerus* のみになる。アントラコテリウム科は属レベルで変化がなく、*Microbunodon* と *Merycopotamus* が後期鮮新世まで共存している。後期中新世前期のマメジカ科化石の分類は不明であるが、後期中新世後期以降は *Dorcabune* と小型のマメジカ科のみとなる。キリン科の *Bramatherium* はシワリク層群で 10.3～7.1 Ma の間に出現するので(Barry *et al.*, 2002)、チェーンザウックから *Bramatherium* の化石が見つからないということは化石群集の年代が 7 Ma 以降という推定と矛盾しない。

南アジアでは後期中新世にウシ科が多様化し、数十種類報告されている(Pilgrim, 1939)。一方、イラワジ堆積層のウシ科はそれほど種数が多くなく、後期中新世後期から *Sivaportax*、*Selenoportax*、*Pachyportax*、*Proleptobos* が代表的な属となる。このうち *Sivaportax* と *Proleptobos* は今のところイラワジ堆積層からしか報告されていない固有系統なので、他の産地との年代対比はできない。*Selenoportax* と *Pachyportax* は後期中新世の前期から後期まで生存していたと考えられるが、シワリクの例では *S. vexillarius*、*S. falconeri*、*P. latidens* の3種がこの順に入れ替わって出現するのに対して(Gentry *et al.*, 2014)、ミャンマーでは3種が共存していた点は興味深い。これはイラワジ哺乳類相においてウシ科全体の多様性が低いことと関係しているのかもしれない。ミャンマーとタイの後期中新世の哺乳類相は少なくとも属レベルで共通しており(Hanta *et al.*, 2008; Nishioka *et al.*, 2014)、*Selenoportax* と *Pachyportax* も両地域から同種が見つかったが、*Sivaportax* と *Proleptobos* はタイに分布していなかったようである。

後期鮮新世の哺乳類相はグウェビンの化石群集が相当する(Nishioka, 2013; Nishioka *et al.*, 2015 など)。基本的にグウェビンから見つかった奇蹄類・偶蹄類化石はチェーンザウックの化石群集と共通する種が多く、この年代から現生属も増加する。サイ科は後期中新世後期から鮮新世にかけて *Rhinoceros* が中心であるものの、グウェビンからは *Dicerorhinus* も見つかったので、現在東南アジアに生息するジャワサイ *R. sondaicus* とスマトラサイ *D. sumatrensis* につながる系統が後期鮮新世までに出現したと考えられる。イノシシ科では *Sivachoerus* を含むテトラコノドン類が消滅し、イノシシ属 *Sus* に類似した種が出現する。ウシ科は *Pachyportax* や *Selenoportax* のようなウシ族の幹群が消滅し、固有種の *Sivaportax dolabella* と *Proleptobos birmanicus* のみ残存している。

以上ミャンマー中部における新第三紀の奇蹄類・偶蹄類化石群集を4つの年代区分に分けて動物相の変化を考察した。従来、イラワジ哺乳類相の年代はシワリク哺乳類相の産出層序と対比して推定されてきたが、ウシ科の

例からもわかるとおり、両者の動物相の種構成は同年代で必ずしも一致していない。現状、イラワジ哺乳類相の年代を決定するうえで哺乳類化石の生層序対比以外の手段はないが、シワリク哺乳類相との比較による安易な推定がどこまで信頼できるのか検証することが今後の課題である。

新第三紀後半のミャンマー中部の古環境

草食動物である奇蹄類と偶蹄類化石に基づき、その食性を推定することで古環境を復元できる。チャインザウック（後期中新世末～前期鮮新世）から見つかった哺乳類化石の歯のエナメル質に含まれる炭素安定同位体比（ $\delta^{13}\text{C}$ ）を比較すると、当時のミャンマー中部は森林環境から草原環境への移行段階にあったと推定されており、年代のより進んだグウェビン（後期鮮新世）においても類似の環境だったことが明らかにされている（Zin-Maung-Maung-Thein *et al.*, 2011; Zin-Maung-Maung-Thein, 私信）。また、Nishioka（2013）はイラワジ堆積層から産出したウシ科化石を用いて臼歯形態のメソウェア解析（Fortelius and Solounias, 2000）を試みた結果、3タイプのウシ科（小型種、中型種、大型種）がいずれも「C4植物食を主とするC3-C4植物食の中間型graze-dominated mixed feeder」に属することを示した。これは炭素安定同位体分析の結果を支持している。

イラワジ哺乳類相は前述のとおり4つの異なる年代群集に細分できるが、とくに後期中新世前期と後期の間で奇蹄類と偶蹄類の種構成が大きく変化している。中期中新世に生息していたとされる *Brachypotherium perimense* は炭素・酸素安定同位体分析に基づく森林棲でカバのような半水棲生活をしていただと考えられている。後期中新世前期の *Hipparion* もC3植物食であったことが示されていることから、中期中新世～後期中新世前期のミャンマー中部は比較的密な森林環境であったことが明らかである（Jaeger *et al.*, 2011）。しかし、後期中新世後期になると、*Brachypotherium* や *Hipparion*, *Bramatherium* のような典型的なC3植物食の種（browser）が消滅する。森林棲の傾向が強いイノシシ科も多様性が極端に低下する。後期中新世前期までは *Listriodon* やテトラコドン類が数種類共存していたが、後期中新世末以降テトラコドン類は *Sivachoerus prior* の1種のみになり、後期鮮新世には消滅する。炭素安定同位体分析によると *Sivachoerus* はC3植物食（browser）であることが示されているため（Zin-Maung-Maung-Thein *et al.*, 2011）、草原環境の拡大とともにイノシシ科の多様性が低下したと思われる。

ウシ科の現生種は森林棲の種から草原棲の種まで様々である。Chavasseau *et al.*（2006）はチャウンターから低歯冠の種類を報告しているが、後期中新世後期以降の産地から産出するウシ科の臼歯はいずれも比較的大型で

高歯冠であることから（Nishioka, 2013）、炭素安定同位体分析およびメソウェア解析の結果も考慮するとこの時代の種は全て草原適応していた可能性が高い。さらに、典型的なC4植物食の種（grazer）である *Hexaprotodon* の出現は草原環境の指標となる（Zin-Maung-Maung-Thein *et al.*, 2011）。*Hexaprotodon* がアジアに侵出した年代（約7～6 Ma）の前後で草原の拡大が起き、これに伴って哺乳類の種が大きく入れ替わったのではなかろうか。

チャインザウックとグウェビンの奇蹄類・偶蹄類化石群集を比較すると、種構成も炭素安定同位体比も両地域（年代）間でほとんど変わらないので、後期中新世末から後期鮮新世における環境は比較的安定だったと考えられる。チャインザウックの *Hexaprotodon* が *Hex. cf. sivalensis* と *Hex. iravaticus* の2種であるのに対し、グウェビンからはさらに *Hex. cf. palaeindicus* が加わるため草原環境の拡大が多少あった可能性を示唆しているが、あまり顕著な変化ではない。ウシ科の *Bos* や *Bubalus* のような典型的な草原棲の種が出現するのは更新世以降と推定されるため、急激な乾燥化が起きたのは第四紀ということになる。

シワリク層群から見つかった *Hipparion* の歯のエナメル質を用いた炭素安定同位体分析によると、9.1 MaではC3植物を主に摂取していたが8.1 MaではC4植物が主となり、6～5 Maで完全にC4植物食に適応したことが示されている（Cerling *et al.*, 1993; Nelson, 2003）。パキスタン北部の中新世 *Hipparion* でも同様の傾向が見られ、9.3–9.2 Maと8.1 Maの間で森林棲から草原棲への変化が示唆されている（Nelson, 2003, 2007）。前述したとおり、イラワジ哺乳類相とシワリク哺乳類相は必ずしも一致していない。とくに後期中新世後期以降、シワリクではC3植物からC4植物への移行とその動物相の変化が明確だが、ミャンマー中部では哺乳類相にほとんど変化が見られない。これは南アジアと東南アジア大陸部の間で動物相の構成だけではなく、環境変化の程度にも差があった可能性を示唆している。

まとめ

ミャンマー中部の新第三系から産出するイラワジ哺乳類相のうち、奇蹄類と偶蹄類について最近の発見をもとに分類学的観点から総括した。これまでにミャンマー・日本共同古生物調査隊が採取した奇蹄類・偶蹄類化石標本（計2851点）のうち科レベルでの比率を算出すると、ウシ科（76.7%）が圧倒的に多い。次いで、サイ科（8.7%）、カバ科（8.2%）も比較的多く産出しており、これらの分類群だけで90%以上を占めている。炭素安定同位体分析によると、後期中新世～鮮新世におけるサイ科の *Rhinoceros* または *Dicerorhinus* は森林棲（browser）であり、一方でカバ科の *Hexaprotodon* は草原棲（grazer）であることが示されているため、当時のミャンマー中部は

森林と草原の混在する環境だったと推測される。中期中新世末～後期中新世前期に生息していた *Brachypotherium* や *Hipparion*, *Bramatherium* など森林棲の種が消滅し、後期中新世後期以降に草原棲の *Hexaprotodon* や多様なウシ科と入れ替わるのは、後期中新世の間に動植物相の変化があったことを示している。一方、後期中新世末～後期鮮新世にかけて、奇蹄類と偶蹄類は種がほとんど変化していないため、この時代は比較的安定な環境であり、急激な乾燥化が進行したのは第四紀と考えられる。こうしたイラワジ哺乳類相の年代変化が南アジアのシワリク哺乳類相のケースと一致しないのは、新第三紀後半の東南アジア大陸部とその哺乳類相がインド亜大陸から孤立しており、独自の進化史をたどっていたからなのかもしれない。

謝辞

本稿を執筆するにあたり、ミャンマーでの発掘調査に参加・協力していただいた全ての調査隊員とミャンマー文化省考古局の関係者に深く感謝します。本研究は科学研究費補助金基盤研究 (B) (20405015, 26304019, 研究代表者：高井正成)、若手研究B (16K17828, 研究代表者：西岡佑一郎) の支援を受けて行われました。

文献

Barry, J. C., Morgan, L. E., Flynn, L. J., Pilbeam, D., Behrensmeyer, A. K., Raza, S. M., Khan, I. A., Badgley, C., Hicks, J. and Kelley, J., 2002. Faunal and environmental change in the late Miocene Siwaliks of northern Pakistan. *Palaeobiology*, **18**, 1–71.

Bernor, R. L. and Hussain, S. T., 1985. An assessment of the systematic, phylogenetic and biogeographic relationships of Siwalik hipparionine horses. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **5**, 32–87.

Bibi, F., 2011. Mio–Pliocene faunal exchanges and African biogeography: The record of fossil bovids. *PLOS ONE*, **6**, e16688.

Bishop, L. and Hill, A., 1999. Fossil Suidae from the Baynunah Formation, Emirate of Abu Dhabi, United Arab Emirates. In Whybrow, J. and Hill, A., eds., *Fossil Vertebrates of Arabia*, 254–270. Yale University Press, New Haven.

Boisserie, J. R., 2007. Family Hippopotamidae. In Prothero, D. R. and Foss, S. E. eds., *The Evolution of Artiodactyls*, 106–129. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Cerling, T. E., Wang, Y. and Quade, J., 1993. Expansion of C₄ ecosystems as an indicator of global ecological change in the late Miocene. *Nature*, **361**, 344–345.

Chaimanee, Y., Yamee, C., Tian, P. and Jaeger, J.-J., 2007. Diversity of Cenozoic mammals in Thailand: Paleoenvironment and age updated. *GEOTHAI'07 International Conference on Geology of Thailand: Towards Sustainable Development and Sufficiency Economy*, 73–79.

Chang, Y., 1974. Miocene suids from Kaiyuan, Yunnan and Linchu, Shantung. *Vertebrata Palasiatica*, **122**, 117–123.

Chavasseau, O., Chaimanee, Y., Coster, P., Emonet, E.-G., Soe, A. N., Kyaw, A. A., Maung, A., Rugumbrung, M., Shwe, H. and Jaeger, J.-J., 2010. First record of a chalicotheres from the Miocene of Myanmar. *Acta Palaeontologica Polonica*, **55**, 13–22.

Chavasseau, O., Chaimanee, Y., Tun, S. T., Soe, A. N., Barry, J. C., Marandat, B., Sudre, J., Marivaux, L., Ducrocq, S. and Jaeger, J.-J., 2006. Chaungtha, a new Middle Miocene mammal locality from the Irrawaddy Formation, Myanmar. *Journal of Asian Earth Sciences*, **28**, 354–362.

Chavasseau, O., Kyaw, A. A., Chaimanee, Y., Coster, P., Emonet, E.-G., Soe, A. N., Rugumbrung, M., Tun, S. T. and Jaeger, J.-J., 2013. Advances in the biochronology and biostratigraphy of the continental Neogene of Myanmar. In Wang, X., Flynn, L. J. and Fortelius, M., eds., *Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology*, 461–474. Columbia University Press, New York.

Chit Sein, 2006. Miocene–Pleistocene vertebrate fauna of central Myanmar with special reference to Kyauksaungsan, Tebingan, and Kyitsonbwe areas. Unpublished Ph. D. dissertation, Department of Geology, University of Yangon, Yangon, Myanmar.

Colbert, E. H., 1934. An upper Miocene suid from the Gobi Desert. *American Museum Novitates*, (690), 1–7.

Colbert, E. H., 1935a. Siwalik mammals in the American Museum of Natural History. *Transactions of the American Philosophical Society, New York*, **26**, 1–401.

Colbert, E. H., 1935b. Distributional and phylogenetic studies on Indian fossil mammals. IV. The phylogeny of the Indian Suidae and the origin of the Hippopotamidae. *American Museum Novitates*, (799), 1–24.

Colbert, E. H., 1938. Fossil mammals from Burma in the American Museum of Natural History. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **74**, 255–436.

Colbert, E. H., 1940. Pleistocene mammals from the Ma Kai Valley of northern Yunnan, China. *American Museum Novitates*, (1099), 1–10.

Colbert, E. H., 1943. Pleistocene vertebrates collected in Burma by the American Southeast Asiatic Expedition. *Transactions of the American Philosophical Society, New Series*, **32**, 395–429, plates 19–32.

Cotter, G. P. de, 1938. The geology of parts of the Minbu, Myingyan, Pakokku, and lower Chindwin Districts, Burma. *Memoirs of the Geological Survey of India*, **72**, 1–136.

Ducrocq, S., Chaimanee, Y., Suteethorn V. and Jaeger, J.-J., 1994. Ages and paleoenvironment of Miocene mammalian faunas from Thailand. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **108**, 149–163.

Falconer, H. and Cautley, P. T., 1849. *Fauna Antiqua Sivalensis*. 90p., Atlas, Smith, Elder and Co., London.

Fortelius, M. and Solounias, N., 2000. Functional characterization of ungulate molars using the abrasion–attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets. *American Museum Novitates*, (3301), 1–36.

Gaudry, A., 1862. *Animaux fossils et Geologie de l'Attique*. 476p., Savy, Paris.

Gentry, A. W., Solounias, N. and Barry, J. C., 2014. Stability in higher level taxonomy of Miocene bovid faunas of the Siwaliks. *Annales Zoologici Fennici*, **51**, 49–56.

Geraads, D., 1986. Remarques sur la systematique et la phylogénie des Giraffidae (Artiodactyla, Mammalia). *Géobios*, **19**, 465–477.

Geraads, D. and Güleş, E., 1999. On some spiral-horned antelopes (Mammalia: Artiodactyla: Bovidae) from the Late Miocene of Turkey, with remarks on their distribution. *Paläontologische Zeitschrift*, **73**, 403–409.

Hanta, R., Ratanasthien, B., Kunimatsu, Y., Saegusa, H., Nakaya, H., Nagaoka, S. and Jintasakul, P., 2008. A new species of Bothriodontinae, *Merycopotamus thachangensis* (Cetartiodactyla, Anthracotheriidae) from the Late Miocene of Nakhon Ratchasima, Northeastern Thailand. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **28**, 1182–1188.

- Harris, J. M. and Liu, L.-P., 2007. Superfamily Suoidea. In Prothero, D. R. and Foss, S. E., eds., *The Evolution of Artiodactyls*, 130–150. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Heissig, K., 1972. Paläontologische und geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan 5. Rhinocerotidae (Mamm.) aus den unteren und mittleren Siwalik-Schichten. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Neue Folge*, **152**, 1–112.
- Hooijer, D. A., 1950. The fossil Hippopotamidae of Asia, with notes on the recent species. *Zoologische Verhandlungen*, **8**, 3–123.
- Hussain, S. T., van den Bergh, G. D., Steensma, K. J., de Visser, J. A., de Vos, J., Arif, M., van Dam, J., Sondaar, P. Y. and Malik, S. B., 1992. Biostratigraphy of the Plio-Pleistocene continental sediment (Upper Siwaliks) of the Mangla-Samwal Anticline, Azad Kashmir, Pakistan. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, **95**, 65–80.
- Jaeger, J.-J., Soe, A. N., Chavasseau, O., Coster, P., Emonet, E.-G., Guy, F., Lebrun, R., Maung, A., Khyaw, A. A., Shwe, H., Tun, S. T., Oo, K. L., Rugbumrung, M., Bocherens, H., Benammi, M., Chaivanich, K., Tafforeau, P. and Chaimanee, Y., 2011. First hominoid from the Late Miocene of the Irrawaddy Formation (Myanmar). *PLOS ONE*, **6**, e17065.
- Lihoreau, F. and Ducrocq, S., 2007. Family Anthracotheriidae. In Prothero, D. R. and Foss, S. E., eds., *The Evolution of Artiodactyls*, 89–105. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Liu, J. and Ji, X., 2004. Discovery of *Propotamochoerus hysudricus* from Tanguanyao area in Yongren, Yunnan Province, China. In Dong, W., ed., *Proceedings of the Ninth Annual Symposium of the Chinese Society of Vertebrate Paleontology*, 49–54. China Ocean Press, Beijing.
- Liu, T. and Li, Y., 1963. New species of *Listriodon* from Miocene of Lantien, Shensi, China. *Vertebrata Palasiatica*, **7**, 291–304.
- Lydekker, R., 1876. Molar teeth and other remains of mammalia. *Palaeontologia Indica*, **10**, 19–87.
- Lydekker, R., 1881. Siwalik Rhinocerotidae. *Palaeontologia Indica*, **10**, 1–62.
- Matthew, W. D., 1929. Critical observations upon Siwalik mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **56**, 437–560.
- Métais, G., Chaimanee, Y., Jaeger, J.-J. and Ducrocq, S., 2001. New remains of primitive ruminants from Thailand: evidence of the early evolution of the Ruminantia in Asia. *Zoologica Scripta*, **30**, 231–248.
- Montoya, P. and Morales, J., 1991. *Birgerbohlinia schaubi* Crusafont, 1952 (Giraffidae, Mammalia) del Turolense inferior de Crevillente-2 (Alicante, España). Filogenia e historia biogeográfica de la subfamilia Sivatheriinae. *Bulletin of the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 4e série*, **13**, 177–200.
- 仲谷英夫, 三枝春生, 國松 豊, Ratanasthien, B., 2002. タイ北部中新世哺乳類動物群とその地質年代. 霊長類研究, **18**, 131–141.
- Nelson, S. V., 2003. The extinction of *Sivapithecus*: faunal and environmental changes surrounding the disappearance of a Miocene hominoid in the Siwaliks of Pakistan. *American School of Prehistoric Research Monograph*, **1**, 1–138.
- Nelson, S. V., 2007. Isotopic reconstructions of habitat change surrounding the extinction of *Sivapithecus*, a Miocene hominoid, in the Siwalik Group of Pakistan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **243**, 204–222.
- Nishioka, Y., 2013. *The mammalian fauna and paleoenvironmental change in the late Neogene Irrawaddy sediments of central Myanmar*. Unpublished Ph. D. dissertation, Kyoto University, Kyoto, Japan.
- Nishioka, Y., Hanta, R. and Jintasakul, P., 2014. Note on giraffe remains from the Miocene of continental Southeast Asia. *Journal of Science and Technology, Mahasarakham University*, **33**, 366–377.
- Nishioka, Y., Takai, M., Nishimura, T., Thaung-Htike, Zin-Maung-Maung-Thein, Egi, N., Tsubamoto, T. and Maung-Maung, 2015. Late Pliocene rodents from the Irrawaddy sediments of central Myanmar and their palaeogeographical significance. *Journal of Systematic Palaeontology*, **13**, 287–314.
- Noetling, F., 1897. Note on a worn femur of *Hippopotamus irradicus*, Caut. and Falc., from the Lower Pliocene of Burma. *Records of the Geological Survey of India*, **30**, 242–249.
- Noetling, F., 1901. The fauna of the Miocene beds of Burma. *Memoirs of the Geological Society of India*, **1**, 1–378.
- Orliac, M., Boissérie, J.-R., MacLachy, L. and Lihoreau, F., 2010. Early Miocene hippopotamids (Cetartiodactyla) constrain the phylogenetic and spatiotemporal settings of hippopotamid origin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **107**, 11871–11876.
- Pickford, M., 1983. On the origins of Hippopotamidae together with descriptions of two new species, a new subfamily from the Miocene of Kenya. *Géobios*, **16**, 193–217.
- Pickford, M., 1988. Revision of the Miocene Suidae of the Indian Subcontinent. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A, Geologie und Paläontologie*, **12**, 1–92.
- Pickford, M., 1989. New specimens of *Nyanzachoerus waylandi* (Mammalia, Suidae, Tetraconodontinae) from the type area, Nyaburogo (Upper Miocene), Lake Albert rift, Uganda. *Géobios*, **22**, 641–651.
- Pickford, M., 2013. Suids from the Pleistocene of Naungkwe Taung, Kayin State, Myanmar. *Paleontological Research*, **16**, 307–317.
- Pickford, M., Nakaya, H., Kanimatsu, Y., Saegusa, H., Fukuchi, A. and Ratanasthien, B., 2004. Age and taxonomic status of the Chiang Muan (Thailand) hominoid. *Comptus Rendus Palevol*, **3**, 65–75.
- Pilgrim, G. E., 1910a. Notices of new mammalian genera and species from the Tertiaries of India. *Records of the Geological Survey of India*, **40**, 63–71.
- Pilgrim, G. E., 1910b. Preliminary note on a revised classification of the Tertiary freshwater deposits of India. *Records of the Geological Survey of India*, **40**, 185–205.
- Pilgrim, G. E., 1912. The vertebrate fauna of the Gaj Series in the Bugti Hills and the Punjab. *Palaeontologia Indica*, **4**, 1–82.
- Pilgrim, G. E., 1915. The dentition of the tragulid genus *Dorcabune*. *Records of the Geological Survey of India*, **44**, 226–238.
- Pilgrim, G. E., 1926. The fossil Suidae of India. *Memoirs of the Geological Survey of India, Palaeontologia Indica, New Series*, **8**, 1–105.
- Pilgrim, G. E., 1927. The lower canine of *Tetraconodon*. *Records of the Geological Survey of India*, **60**, 160–163.
- Pilgrim, G. E., 1939. The fossil Bovidae of India. *Palaeontologia Indica*, **26**, 1–356.
- Rössner, G. E., 2007. Family Tragulidae. In Prothero, D. R. and Foss, S. E., eds., *The Evolution of Artiodactyls*, 213–220. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Solounias, N., 2007. Family Giraffidae. In Prothero, D. R. and Foss, S. E., eds., *The Evolution of Artiodactyls*, 257–277. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Stamp, L. D., 1922. An outline of the Tertiary geology of Burma. *Geological Magazine*, **59**, 481–501.
- Sun, B.-Y., 2013. The Miocene *Hipparion* (Equidae, Perissodactyla) from Shihuiba locality, Lufeng, Yunnan. *Vertebrata Palasiatica*, **51**, 141–161.
- 高井正成, 楠橋 直, 西岡佑一郎, タウン・タイ, ジン・マウン・マウン・ティン, 2018. ミャンマー中部の新第三系の地質と動物相の変遷. 化石, (103), 5–20.
- Takai, M., Saegusa, H., Thaung-Htike and Zin-Maung-Maung-Thein, 2006. Neogene mammalian fauna in Myanmar. *Asian Paleoprimateology*, **4**, 143–172.
- Thaung-Htike, 2012. Review on the taxonomic status of *Hexaprotodon*

- iravaticus* (Mammalia, Artiodactyla, Hippopotamidae) from the Neogene of Myanmar. *Shwebo University Research Journal*, **3**, 94–110.
- Thaung-Htike, Chit-Sein, Takai, M., Egi, N., Tsubamoto, T., Zin-Maung-Maung-Thein and Maung-Maung, 2007. New species of large *Tetraconodon* (Mammalia, Artiodactyla, Suidae) from the late Miocene of Myanmar. *Paleontological Research*, **11**, 307–315.
- Thaung-Htike, Tsubamoto, T., Takai, M., Egi, N., Zin-Maung-Maung-Thein, Chit-Sein and Maung-Maung, 2006. Discovery of *Propotamochoerus* (Artiodactyla, Suidae) from the Neogene of Myanmar. *Asian Paleoprimatology*, **4**, 173–185.
- Thaung-Htike, Tsubamoto, T., Takai, M., Natori, M., Egi, N., Maung-Maung and Chit-Sein, 2005. A revision of *Tetraconodon* (Mammalia, Artiodactyla, Suidae) from the Miocene of Myanmar and description of a new species. *Paleontological Research*, **9**, 243–253.
- Thaung-Htike, Zin-Maung-Maung-Thein and Hnin-Hnin-Htay, 2008. New materials of *Tetraconodon malensis* (Mammalia, Artiodactyla, Suidae) from the Middle Miocene of Central Myanmar. *Universities Research Journal*, **1**, 65–76.
- Tong, H., 2001. Rhinocerotids in China – systematics and material analysis. *Géobios*, **41**, 585–591.
- Tsubamoto, T., Thaung-Htike, Zin-Maung-Maung-Thein, Egi, N., Nishioka, Y., Maung-Maung and Takai, M., 2012. New data on the Neogene anthracotheres (Mammalia; Artiodactyla) from central Myanmar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **32**, 956–964.
- Tsubamoto, T., Zin-Maung-Maung-Thein, Thaung-Htike, Egi, N., Chit-Sein, Maung-Maung and Takai, M., 2006. Discovery of chalicotheres and *Dorcabune* from the upper part (lower Pleistocene) of the Irrawaddy Formation, Myanmar. *Asian Paleoprimatology*, **4**, 137–142.
- Van den Bergh, G. D., de Vos, J. and Sondaar, P. Y., 2001. The Late Quaternary palaeogeography of mammal evolution in the Indonesian Archipelago. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **171**, 385–408.
- Van der Made, J., 1999. Biometrical trends in the Tetraconodontinae, a subfamily of pigs. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, **94**, 157–167.
- Van der Made, J. and Han, D., 1994. Suoidea from the Upper Miocene hominoid locality of Lufeng, Yunnan Province, China. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, **97**, 27–82.
- Vignaud, P., Düringer, P., Mackaye, T., Likies, A., Blondel, C., Boissérie, J. R., de Bonis, L., Eisenmann, V., Etienne, M. E., Geraads, D., Guy, F., Lehmann, T., Lihoreau, F., Lopez-Martinez, N., Mourer-Chauviré, C., Otero, O., Rage, J. C., Schuster, M., Viriot, L., Zazzo, A. and Brunet, M., 2002. Geology and palaeontology of the upper Miocene Toros-Ménalla hominoid locality, Chad. *Nature*, **418**, 152–155.
- Watabe, M., 1990. Fossil bovids (Artiodactyla, Mammalia) from Maragheh (Turolian, late Miocene), Northwest Iran. 北海道開拓記念館研究年報, (18), 19–56.
- Welcomme, J.-W., Benammi, M., Crochet, J.-V., Marivaux, L., Métais, G., Antoine, P.-O. and Baloch, I., 2001. Himalayan Forelands: Palaeontological evidence for Oligocene detrital deposits in the Bugti Hills (Balochistan, Pakistan). *Geological Magazine*, **138**, 397–405.
- Zhang, Z.-Q., 2003. A new species of *Shaanxispira* (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) from the Bahe Formation, Lantian, China. *Vertebrata Palasiatica*, **41**, 230–239.
- Zin-Maung-Maung-Thein, Takai, M., Tsubamoto, T., Egi, N., Thaung-Htike, Nishimura, T., Maung, M. and Win, Z., 2010. A review of fossil rhinoceroses from the Neogene of Myanmar with description of new specimens from the Irrawaddy sediments. *Journal of Asian Earth Sciences*, **37**, 105–206.
- Zin-Maung-Maung-Thein, Takai, M., Tsubamoto, T., Thaung-Htike, Egi, N. and Maung, M., 2008. A new species of *Dicerorhinus* (Rhinocerotidae) from the Plio-Pleistocene of Myanmar. *Palaeontology*, **51**, 1419–1433.
- Zin-Maung-Maung-Thein, Takai, M., Uno, H., Wynn, J. G., Egi, N., Tsubamoto, T., Thaung-Htike, Soe A. N., Maung, M., Nishimura, T. and Yoneda, M., 2011. Stable isotope analysis of the tooth enamel of Chaingzauk mammalian fauna (late Neogene, Myanmar) and its implication to paleoenvironment and paleogeography. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **300**, 11–22.
- Zin-Maung-Maung-Thein, Thaung-Htike, Tsubamoto, T., Takai, M., Egi, N. and Maung-Maung, 2006. Early Pleistocene Javan rhinoceros from the Irrawaddy Formation, Myanmar. *Asian Paleoprimatology*, **4**, 197–204.

(2016年8月5日受付, 2017年6月4日受理)

